Los dinoflagelados

E. Balech

(Necochea, Buenos Aires)

Los dinoflagelados, también llamados Dinophyceae, Peridiniae y Pyrrophyta, constituyen una agrupación integrada por organismos unicelulares *, móviles, flagelados, la mayor parte bien caracterizados. Ciertas formas, sin embargo, tienen características bien definidas de algas típicas o se asemejan a los Cryptomonádineos o Cryptophyceae —que ciertos autores incluyen en el grupo que tratamos—, pero por sus esporos o la estructura de sus núcleos se unen a los dinoflagelados.

Entre las características más llamativas que éstos suelen ostentar citaré dos surcos, uno transversal o cingulum, otro longitudinal o sulcus, que se interceptan en una cara que se conviene en llamar ventral. En el surco transversal, y partiendo de su extremo izquierdo, se aloja un flagelo aplastado. Este flagelo fué tomado por los autores del siglo pasado por cilias, de donde proviene el antiguo nombre de cilioflagelados conque designaban a estos seres. Para los que los estudiamos actualmente, el error de los antiguos microscopistas resulta perfectamente justificado y demuestra en realidad una habilidad notable en el manejo de los primitivos instrumentos de que disponían.

De un punto del sulcus emerge otro flagelo, no aplastado, cuyo extremo queda libre hacia atrás y empuja, por así decirlo, a su poseedor.

Es frecuente que la célula se presente rodeada de un caparazón más o menos rígido, constituído por dos o más placas de una sustancia íntimamente emparentada a la celulosa.

El protoplasma puede ser pigmentado por distintos colores, predominando los pigmentos pardos o amarillentos. Suele tener, además, uno o más vacuolos de gran tamaño, en general variables en el individuo pero no pulsátiles, a veces de doble pared. Estos vacuolos, llamados *pusule* desembocan por uno o dos conductos junto a los poros flagelares.

La mayor parte de los dinoflagelados son más o menos aplastados en uno u otro sentido. El surco transversal los divide en dos regiones: anterior o epicono, posterior o hipocono. Cuando tienen un caparazón (lóriga o teca) esas partes se designan con los nombres de epiteca e hipoteca respectivamente.

Aunque se los encuentra en agua dulce y en otros organismos (como parásitos o simbiontes), es en el mar donde los dinoflagelados pueden encontrarse en cantidad, como constituyentes importantes del microplancton ([3]), y es también aquí donde las formas alcanzan su desarrollo más extraordinario.

Antes de insistir en detalles estructurales y biológicos importa conocer algunos de los grandes atractivos que su estudio ofrece.

Ya hemos mencionado su importancia en el plancton. Se los considera el segundo componente del microplancton y, comúnmente, sólo son superados por las diatomeas. En ciertos lugares y épocas tienen, sin embargo, absoluta predominancia, y aún se encuentra plancton constituído casi exclusivamente por dinoflagelados, como lo comprobé repetidamente en Quequén y una vez en Argelia. La mayor parte de ellos son autótrofos y desempeñan indudablemente un papel importante como influentes. Ade-

* La mayor parte de los autores modernos sostienen la acelularidad de estos seres.

más de los componentes propios del protoplasma suelen tener reservas amiláceas o lípidos, a veces en gran cantidad. Es evidente que pueden contribuir en forma apreciable a la dieta de numerosos animales marinos, incluyendo pececillos, a los que proporcionan alimentos y vitaminas que sintetizan.

Los dinoflagelados, entre ellos la cosmopolita *Noctiluca*, son los más importantes productores de fosforescencia marina.

Al gran investigador francés Chatton debe atribuírsele el mérito de haber demostrado la existencia de numerosísimos dinoflagelados parásitos. Estos fueron mencionados por primera vez por Pouchet (1884), pero su descubrimiento fué desacreditado por Bütschli, al que siguieron todos los autores, hasta que en 1906 Dogiel y Chatton redescubrieron independientemente el parasitismo de los dinoflagelados. Y el segundo, en una serie de investigaciones que bien pueden calificarse de maravillosas, demuestra la importancia y la extensión de este parasitismo, así como su perfección en muchos casos. Encuentra parásitos en copépodos, en huevos de los mismos, en cangrejos, apendicularias, salpas, radiolarios y aun en otros dinoflagelados. Estos parásitos pueden causar a sus huéspedes daños más o menos profundos. De ahí otra influencia indirecta en la composición del plancton. Chatton demostró que pueden producir en copépodos castración, disminución del crecimiento e inhibición de la última muda de los machos, o su muerte en el momento de producirse ésta.

En ocasiones, los dinoflagelados planctónicos se reproducen en cantidad enorme llegando a conferir coloraciones especiales al mar, a veces en grandes extensiones *(red water, purga do mar, hemotalasia)*. Su acción se hace entonces nociva para muchos animales por dos vías: una mecánica, verdadero taponamiento de las branquias y conductos branquiales, y otra química. Esta última es importante de recordar, pues hoy está demostrado que las intoxicaciones que se producen a veces por ingestión de animales habitualmente no tóxicos, mejillones por ejemplo, se deben a la gran cantidad de dinoflagelados *(Goniaulax polyedra, Polykrikos, Pyrodinium, Gymnodinium*, etc.) que ingirieron y llenan también la cavidad paleal, sifones, etc. Podemos sufrir sus efectos por otra vía, la respiratoria, al inhalar gotitas de agua conteniendo esos organismos. Se producen entonces síntomas diversos: ataques de tos, disnea y sensible irritación de las mucosas nasofaríngeas (9). Algunos investigadores, trabajando con concentrados de la o las toxinas de los dinoflagelados, encontraron que éstas eran mucho más activas que el cianuro de potasio y la estricnina. Müller (1935), experimentando con ratas, determinó que ese concentrado era casi diez veces más tóxico que la estricnina. Últimamente, el diatomólogo F. C. Müller Melchers me comunicó la aparición de *red water* en Atlántida (Uruguay), producida por un *Gymnodinium.*

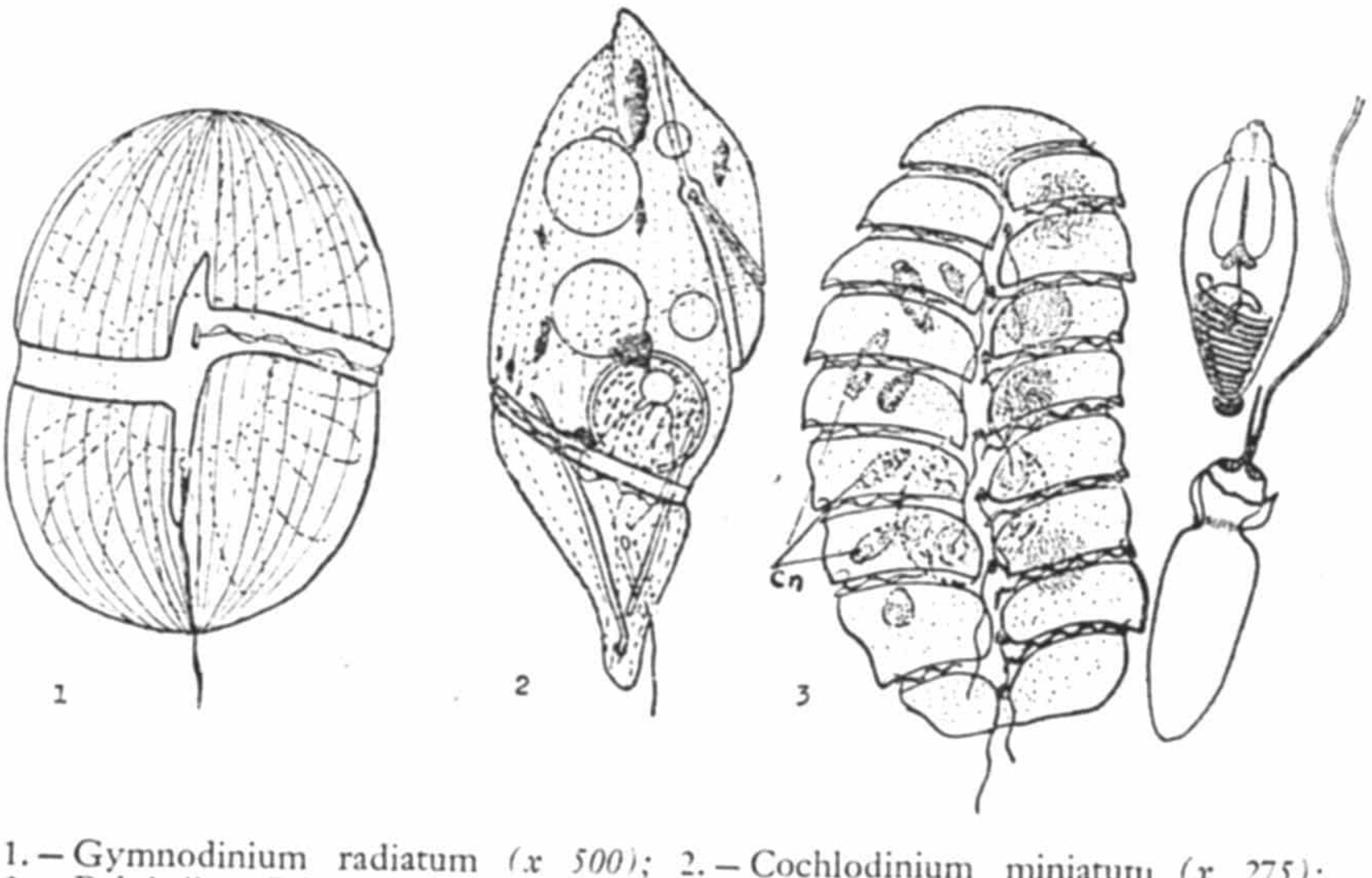
Otro grupo biológico interesante es el de los dinoflagelados arenícolas o psamófilos, que habitan en el agua de imbibición de las arenas que quedan al descubierto en marea baja. Se puede encontrar allí una fauna (¿o flora?) de dinoflagelados muy rica, constituída por una cantidad de especies desnudas (Athecae) y algunos lorigados. Entre los primeros muchas especies de *Gymnodinium, Gyrodinium, Amphidinium, Polykrikos*, etc. Los dinoflagelados de la arena habían sido estudiados casi sólo por la señorita Herdman, de Inglaterra. Durante mi estadía en Roscoff (Bretaña) pude retomar parcialmente estas investigaciones con resultados bastante satisfactorios (descubrimiento de nuevas especies y géneros) y demostrar que varias especies descritas por dicha autora como desnudas tenían una lóriga constituída por una cantidad de placas en número y formas perfectamente definidas y que habían pasado inadvertidas. Todos esos dinoflagelados muestran una gran adaptación al me-

dio en que viven: gran aplastamiento, inmovilización y extraordinaria adherencia al sustrato en cuanto se produce un desplazamiento del agua, y cierto ritmo de marea. Este último fué estudiado en dinoflagelados por varios autores: Herdman, Whitehead, Jörgensen, etc., y en otros protozoos por Carter, Conrad, Fauvel, Fauré Fremiet y otros. Ese ritmo de marea consiste en una migración hacia la superficie durante la marea baja. En algunas ocasiones se observan las mismas migraciones en el laboratorio, coincidentes con dicha marea ([10, 11]).

En cuanto a los dinoflagelados planctónicos, el mayor de los grupos biológicos, tiene adaptaciones y estructuras extraordinarias, dignas de disquisiciones filosóficas y de estudios profundos de morfología, ecología y genética.

Expliqué ya cuál es la organización típica de un dinoflagelado, con su caparazón multitabular, sus flagelos alojados, por lo menos parcialmente, en dos surcos, uno de los cuales divide el cuerpo en dos porciones, y la existencia de una región ventral y otra dorsal.

Sin embargo, abundan los dinoflagelados desnudos que suelen tener formas tan definidas como los lorigados. Algunos son relativamente sencillos, pero otros alcanzan una complejidad estructural y una belleza de formas y colorido poco imaginables, pero magníficamente representados en las soberbias láminas en colores que les dedicaron Kofoid y Swezy ([11]). Desgraciadamente, suelen ser formas extremadamente frágiles que soportan mal, no sólo las fijaciones, sino la simple observación, puesto que algunas de ellas son dañadas por la luz necesaria para su examen microscópico.



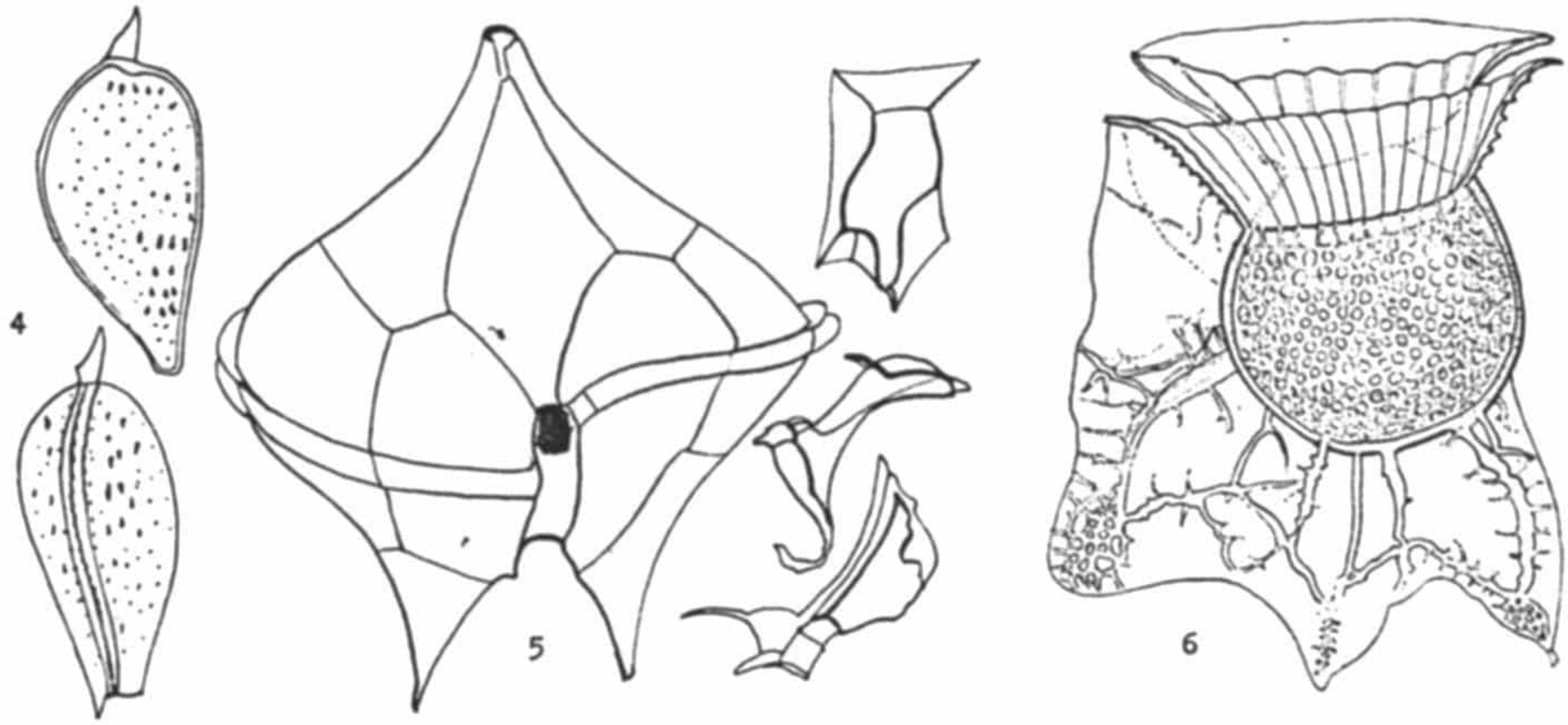
1.—Gymnodinium radiatum *(x 500)*; 2.—Cochlodinium miniatum *(x 275)*; 3.—Polykrikos Schwarzi *(x 360) y dos de sus cnidocistos, más aumentados; el de arriba en reposo, el de abajo descargado. Dibujos 1 y 2 copiados de Kofoid-Swezy, 3 de Chatton.*

En cuanto a las especies tecadas o lorigadas, las hay también de suma sencillez, con una teca compuesta por un par de placas que no marcan surco alguno. No existe en ellas, por lo tanto, región ventral, y los flagelos emergen en un extremo por uno o dos pequeños poros recientemente estudiados por Biecheler por impregnación argéntica ([6]). Esta misma autora llama la atención de que aún en estas formas sencillas *(Prorocentrum, Exuviella)* puede distinguirse el flagelo transversal por su comportamiento, aunque no tiene la típica forma

acintada. Esto último ocurre, por otra parte, en algunos dinoflagelados superiores, como recientemente lo puse en evidencia para *Coolia monotis* (trabajo en publicación).

En los demás tecados la forma de la célula varía mucho: esférica, lenticular, bicónica, fusiforme, pentagonal hasta alargadísima y casi acicular *(Amphisolenia)* y con apéndices, espinas, etc., de gran tamaño a veces: *Ceratium, Tripo-*

por su complejidad, compuesta como está por placas muy tenues y mutuamente adherentes". Y, más adelante, al referirse al nuevo sistema de clasificación propuesto por Abe, basado en las placas sulcales: *Naturally, it is a very difficult and time consuming job to elucidate these matters, so that unless someone with unlimited time and energy undertakes to go through the entire genus Peridinium for that purpose, we shall*



4. — Prorocentrum micans, *de perfil y de frente (x 500);* 5. — Peridinium depressum *de frente (x 400); la zona en negro señala la ubicación de la sulcal anterior; a la derecha dicha placa, más aumentada, en tres posiciones diferentes.* 6. — Ornithocercus magnificus *(x 500). Dibujos originales.*

solenia, Ceratocorys... La mayor parte tiene un número definido de placas que se suelen estudiar en las dos grandes regiones: epi e hipoteca. La tabulación de estas dos partes es conocida y mencionada por casi todos los autores de las últimas décadas. No sucede lo mismo con las placas que constituyen el fondo de los surcos, en especial del sulcus, que eran muy poco conocidas hasta los trabajos del japonés Abe, del estadounidense Graham y los míos propios.

He insistido sobre la relativa fijeza de constitución de estas placas y su importancia en sistemática ([4, 5]). Paulsen, en su trabajo póstumo ([17]) se refiere al análisis de la región sulcal o "área ventral" y dice: "su análisis es muy dificultoso

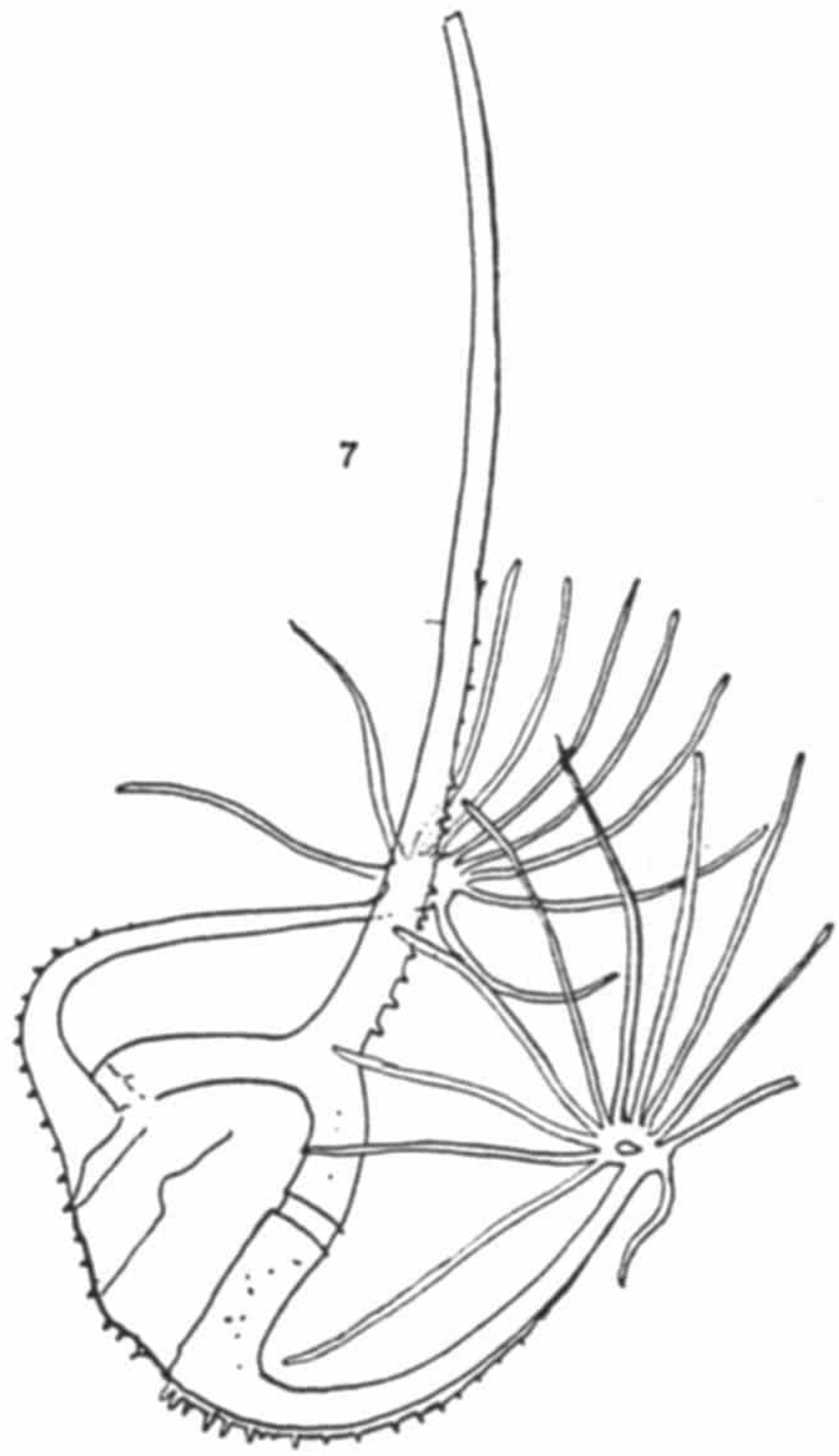
scarcely ever get a new taxonomy built up on the ventral area. Pero dificultades mayores se han vencido y hay razones para suponer que en relativamente pocos años se edificará esa nueva sistemática basada en buena parte en la "región ventral", no sólo del género citado, sino de todo el grupo de dinoflagelados acorazados. Pero hay más. He insistido en la relación de esa parte con el dinamismo de la célula: por allí emergen los flagelos, allí desembocan los vacuolos, es por ella donde pasa el plano de división —que suele no ser tal "plano"— y por donde se producen ingestiones. La estructura de sus placas, por otra parte, alcanza a veces extraordinaria complejidad, especialmente la que he

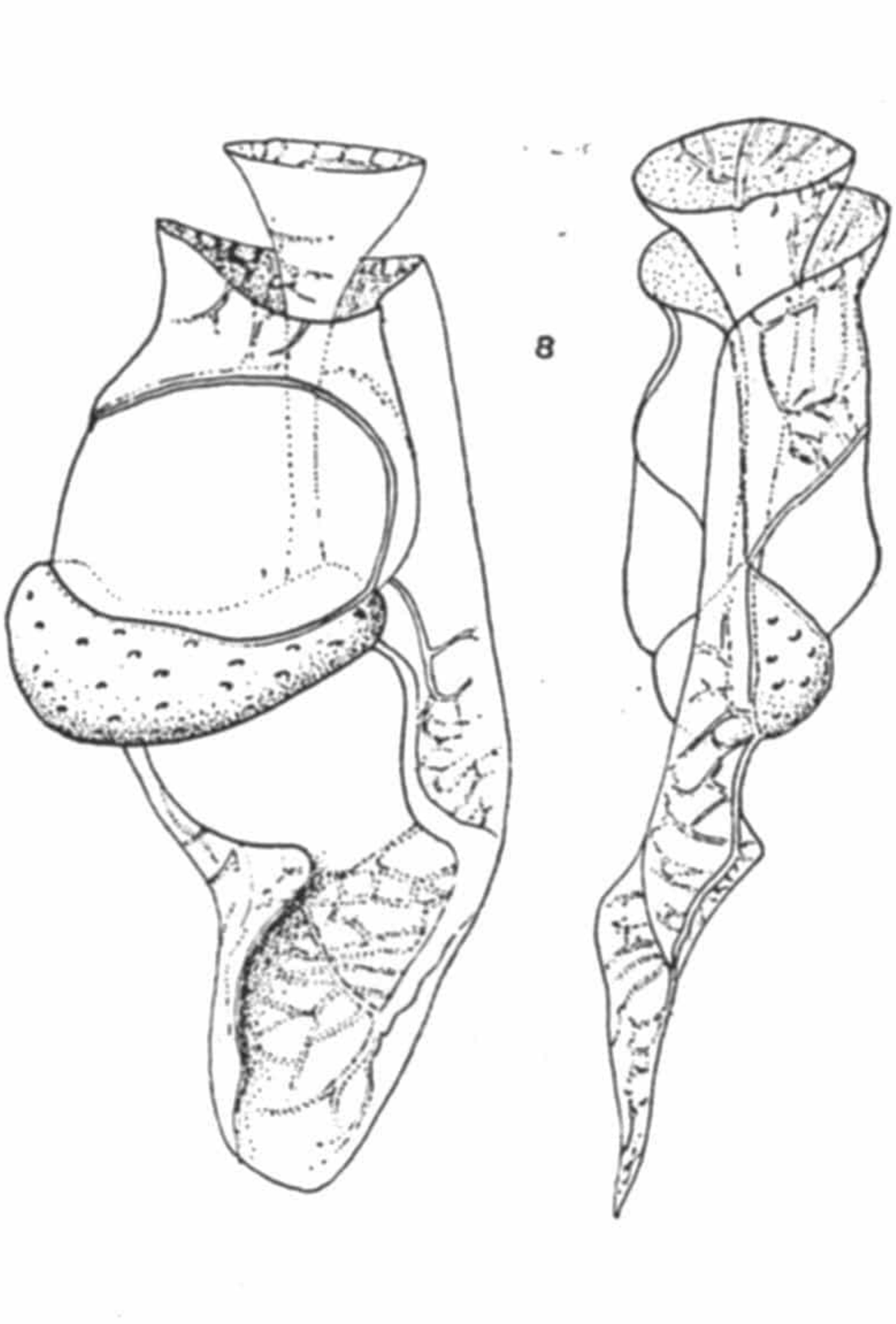
llamado sulcal anterior. Esa complejidad parece estar relacionada en alguna forma con el movimiento flagelar y las corrientes que en consecuencia se producen (fig. 5).

En otros dinoflagelados, tanto la epiteca como la hipoteca están constituídas

tioneis y de un *Ornithocercus* (fig. 6 y 8). Hago la salvedad que estos dibujos son pobres, dada la dificultad del sujeto, que sólo buenos artistas pueden reproducir; véanse las magníficas láminas de Kofoid y Skogsberg ([15]).

En *Catharistes* una de las membranas





7.—Ceratium ranipes *(x 300)*; 8.—Histioneis pulchra, *de perfil y de frente (x 500).*
7 Original, 8 copiado de Kofoid-Skogsberg.

por placas simétricas respecto al plano dorsoventral, es decir, que tienen una simetría bilateral neta, ya que no perfecta (Dinophysoideae). Entre éstos hay especies que desarrollan enormemente las membranas que bordean los surcos y otras suplementarias, de manera que el conjunto adquiere un aspecto sobremanera bizarro. La belleza y complejidad que alcanzan entonces no es superada ni aún por los radiolarios, a los que Haeckel dió tanta fama como formas artísticas y complicadas. Véanse, por ejemplo, las figuras adjuntas de un *His-*

forma un especie de recipiente donde se alojan zooxanthellas.

Con frecuencia las placas están perforadas por poros a los que pueden agregarse falsos poros. Ostentan, además, estructuras superficiales muy variadas.

Pasemos a la estructura interna de la célula. El núcleo, que suele ser de gran tamaño, tiene su cromatina dispuesta en forma de granos que se orientan en hileras más o menos paralelas o filamentos moniliformes, a veces bien visibles sin ninguna técnica especial. Esta estructura nuclear, tan particular, se ha consi-

derado carácter decisivo para atribuir a los dinoflagelados ciertas formas extrañas.

Hay especies de protoplasma pigmentado y otras acromáticas. Las pigmentadas pueden tener cromatóforos, en general pardo-amarillentos, y pigmentos varios disueltos o en forma de gránulos. Pocos fueron determinados. Los dinoflagelados autótrofos tienen, como las diatomeas, clorofila a y c. Se estableció que algunas especies tienen carotene β, filoxanthina, ficocianina y peridinina([19]).

Los cromatóforos, cuando existen, pueden tener formas muy variadas, pero más o menos fijas en cada especie. Muchos ostentan, entre manchas pigmentarias diversas, estigmas, o sea, orgánulos visuales.

Pero lo notable es que en algunos géneros desnudos, como *Erythropsis*, el orgánulo visual alcanza una complejidad que no se encuentra en muchos metazoos inferiores: consiste en un grueso melanosoma, en cuyo centro se destaca una región sensible roja o amarillenta, sobre la que se apoya una o más formaciones refringentes, fuertemente convexas y lenticulares. Por poco que se piense, se hallará de inmediato una semejanza sorprendente con el ojo de un vertebrado. Tanto en éste como en *Erythropsis*, el órgano visual tiene un aparato dióptrico en conjunto biconvexo, una membrana sensible, pigmentada de rojo, y una capa oscura, absorbente de la luz.

Muchas especies, más de las que suelen citarse, como lo comprobé recientemente, tienen tricocistos, es decir, corpúsculos o contenidos que pueden ser expulsados casi siempre en forma de largos filamentos. Otros tienen cnidocistos tan evolucionados como los de los cnidarios (metazoos celenterados) (fig. 3).

Hovasse, Chatton y colaboradores pusieron de manifiesto en diversos dinoflagelados un sistema argentófilo, como el estudiado en los ciliados, y que muestra un fino plan estructural celular. Estos estudios están aún en sus comienzos.

He mencionado algunas particularidades de la biología de los dinoflagelados: sensibilidad a la luz y producción de ésta, existencia de especies parásitas, las formas psamófilas y su ritmo de marea, etc. Quedan, sin embargo, varios puntos importantes para señalar y muchos enigmas que aclarar.

La discípula de Chatton, fallecida hace poco, Srta. Biecheler, estudió ciclosis en núcleos de varias especies comprobando que entonces presentan cromosomas muy tenues, cortos o puntiformes, y el núcleo, que al principio aumenta de tamaño, puede luego disminuir. En todos los casos en que la autora observó el fin de la ciclosis sucedía a ésta una división.

En los autótrofos ésta se suele realizar de noche: la iluminación puede llegar a detenerla en cualquier fase. No se conocen con seguridad fenómenos sexuales.

Aunque algunos de los grandes monógrafos del grupo, como Pouchet, Kofoid, Bütschli y Schiller, ni los mencionan o apenas se refieren a ellos, muchas especies tienen, como ya dije, tricocistos. Así lo verificaron Senn, Levander, Chatton, Biecheler y algunos otros. Recientemente los encontré en formas para las cuales no estaban indicados, especialmente en varios *Amphidinium*. Estos orgánulos están siendo estudiados intensamente en los ciliados por el Sr. Dragesco, del Colegio de Francia. Su trabajo, una vez terminado, nos dará seguramente muchos detalles interesantes sobre su morfología y papel que desempeñan. Espero que emprenda también el estudio comparativo de los tricocistos en los dinoflagelados. En éstos es nuevamente Biecheler quien da mayores detalles.

En general los tricocistos *parecen* ser orgánulos defensivos, un aparato mucífero que puede rodear al productor de una capa, continua o no, de una substancia mucilaginosa. La autora antes mencionada dice haber visto a ciliados *Strombidium* instantáneamente inmovilizados por el contacto con su especie *Gyrodinium pavillardi*, y deduce que ese resultado no puede haber sido producido más

9. — Erythropsis cornuta (x 500). Abajo y a la derecha un ocelo de E. richardi (Kofoid-Swezy).

que por una descarga de tricocistos de esta última en la que tendrían así un papel ofensivo. Pero debo destacar que en realidad esta descarga de tricocistos no fué comprobada sino supuesta.

Hay especies de dinoflagelados más o menos bien acantonadas en medios con determinadas condiciones de luz, temperatura y sales nutritivas. Otras, en cambio, aparecen en ambientes muy diversos: tales son *Peridinium depressum*, *P. oceanicum* y *Dinophysis tripos*. Formas típicas de aguas cálidas son los *Ceratium* de cuernos largos o ramificados, los géneros *Podolampas*, *Histioneis*, *Ornithocercus* y otros.

Steemann Nielsen ([20]) y Graham ([12]) se ocuparon especialmente de la ecología del primero de esos géneros. Graham destaca el hecho curioso y no explicado de la falta o rareza de *Ceratium* en las aguas de la corriente de Humboldt.

La alimentación de los dinoflagelados se hace por dos métodos: por fotosíntesis y por alotrofía. La ingestión de presas por dinoflagelados desnudos no tiene mayores dificultades teóricas. Otro asunto es cuando se ven, como he tenido ocasión de hacerlo, presas más o menos voluminosas en el interior de especies acorazadas. Es cierto que algunos autores observaron emisión de pseudopodios (por ejemplo en *Ceratium*) que podían explicar la captura y digestión extracapsular de la presa, pero no la verdadera ingestión de ésta. He demostrado recientemente que esa gran solución de continuidad que los monógrafos del grupo señalaron en el sulcus con el nombre de poro flagelar no era tal poro, pues estaba cerrado por una placa muy tenue, es cierto, pero no por ello menos existente.

El que primero descubrió la ingestión de presas por un dinoflagelado lorigado fué Hofeneder en 1930. Biecheler, en el trabajo ya citado repetidas veces, agrega la descripción muy detallada del proceso en *Peridinium gargantua*. Esta interesante especie, a pesar de no tener cromatóforos, conserva el estigma y, por lo tanto, un fototaxismo positivo que lo lleva junto a su presa, *Goniaulax dimorpha*, especie autótrofa. Ambas tienen una curiosa coincidencia en sus ciclos nictimerales. Cuando el *Peridinium* se pega al *Goniaulax* emite un pseudopodio que envuelve a éste; luego abre, extiende toda su "región ventral" e ingiere la presa en sólo dos o tres minutos. Es de hacer notar que la víctima tiene casi el tamaño del predator.

Podría pensarse que en ese momento el *Peridinium* se deshace de su caparazón, pero las impregnaciones argénticas obtenidas parecen demostrar lo contrario.

Por último, algo sobre la posición sistemática de los dinoflagelados.

La presencia de caparazones celulósicos o de una sustancia afín y la existencia de muchas especies autótrofas los ubican entre los vegetales. Las especies desprovistas de cromoplastos, la activa movilidad, la alimentación holozoica y la posesión en ciertos casos de orgánulos visuales complicados justifican su trata-

miento por los zoólogos. Por otra parte, Chatton y otros sostienen el parentesco con los radiolarios que de aquéllos habrían derivado.

Varios autores, entre ellos Ehrenbergh y, en tiempos recientes, Wetzel y sobre todo Deflandre y Lejeune-Carpentier, estudiaron dinoflagelados fósiles, aun en terrenos antiguos, jurásicos y cretácicos, cuando al parecer abundaron ciertas formas, incluso géneros actuales, como *Peridinium*.

Para resumir, los dinoflagelados reunen un cúmulo poco común de caracteres interesantes: antigüedad del grupo y conservación como fósiles: interés paleontológico. Caracteres que los ubican entre los reinos vegetal y animal. Distintos tipos de nutrición con interesantes adaptaciones a ellos. Estructuras de rara complejidad que añaden el interés artístico al científico. Presencia de orgánulos visuales muy evolucionados. Gran diversidad de formas. Importancia en el plancton. Acción nociva (mecánica y tóxica) de algunas especies. Acción patógena en el hombre. Producción de probables órganos ofensivos: tricocistos y cnidocistos. Luminiscencia.

Entre los muchos puntos a estudiar tenemos: reestructuración sistemática; tabulación correcta; carácter de la unión entre las placas; verdadera emergencia e inserción de los flagelos, así como constitución de éstos; adhesión del flagelo transversal al cíngulum; influencia y significación de las formas de las placas sulcales; reproducción; papel de los tricocistos y función de los *pusule;* determinación de pigmentos y composición química del caparazón; influencia de los factores del medio sobre sus especies.

Bibliografía

(1) Abe, I. H.: Genus Peridinium, subgenus Archaeperidinium. *Sc. Rep. of the Tohoku Imp. Univ.* 4th Series, Biology, Sendai-Japan, 1936, *X*, Nº 4.

(2) Abe, I. H.: Subgenus Protoperidinium. *Ibidem*, 1936, *X*, Nº 1.

(3) Balech, E.: El Plancton. *Ciencia e Investigación*, 1949, *V*, Nº 7.

(4) Balech, E.: Etude de quelques espèces de Peridinium souvent confondues. *Hydrobiologica*, 1949, *V*, Nº 4.

(5) Balech, E.: Deuxième contribution a la Connaissance des Peridinium. *Ibidem*, 1951, *14*, Nº 4.

(6) Biecheler, B.: Recherches sur les Péridiniens. *Suppl. au Bull. Biol. de France et de Belgique.* Supp. XXXVI, 1952.

(7) Chatton, E.: Titres et travaux scientifiques. *Sete*, 1938.

(8) Deflandre, G.: Ver bibliografía en Physis, Nº 57.

(9) Dos Santos Pintos, J.: Intoxicações alimentares e outros accidentes causados por flagelados marinhos. *A Medicina contemporanea*, 1953, *LXX*, Nº 2.

(10) Fauré Fremiet, E.: Ecologie des ciliés psammophiles littoraux. *Bull. Biol. de la France et de la Belgique*, 1950, *LXXXIV*, N. 1.

(11) Fauré Fremiet, E.: Rythme de marée d'une Chromulina Psammophile. *Ibidem*, 1950, *LXXXIV*, Nº 2.

(12) Graham, H. W.: An oceanographic consideration of the Dinoflagellates Genus Ceratium. *Ecological Monographs*, 1941, 11.

(13) Herdmann, E. C.: Notes on Dinoflagellates and other organisms causing discouloration of the sand at Port Erin. *I-IV Transact. of the Liverpool Biol. Soc.*, 1921-24, *35, 36 y 38.*

(14) Kofoid, C. A., Swezy, O.: On free-living unarmored Dinoflagellates. *Mem. Univ. Calif.*, 1921, 5.

(15) Kofoid, Skogsberg: The Dinoflagellates. The Dinophysoideae. *Mem. Mus. Comp. Zool.*, Harvard, 1928, *LI.*

(16) Lejeune-Carpentier, M.: Ver Bibliografía en Physis, 1951, *XX*, Nº 58.

(17) Paulsen, O.: Observations on dinoflagellates. Det. Kongelige Danske Vidensk. Selskab. *Biol. Skrif.*, 1949, *VI*, Nº 4.

(18) Schiller, J.: Dinoflagellates. *Rabenhorst's Kryptogamen Flora*, 1933-37, *I y II.*

(19) Strain, H. H.: Chloroplast pigments. *Ann. Rev. Biochem.*, 1944, 13.

(20) Steemann Nielsen, E.: Untersuchungen über die Verbreitung, Biologie und Variation der Ceratien im südlichen Stillen Ozean. *Dana Report*, 1934, 4.